

¿Qué es lo nuevo en la evolución morfológica?

Marissa Fabrezi, Silvia Inés Quinzio, Julio César Cruz, Javier Goldberg, Mariana Chuliver Pereyra

Instituto de Bio y Geociencias (IBIGEO). Centro Científico Tecnológico CONICET-Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina.

Recibido: 01 Octubre 2013

Aceptado: 04 Noviembre 2013

Editor Asociado: M. Vaira

RESUMEN

En este trabajo presentamos una revisión de conceptos y definiciones muy usados en estudios de Morfología Comparada, Biología Evolutiva y Evolución del Desarrollo (Evo-Devo). Para ello, partimos de información publicada sobre la variación morfológica de un linaje monofilético de anuros, los Ceratophryidae. Utilizamos el conjunto de apomorfias morfológicas propuestas para diagnosticar esta familia (formada por *Ceratophrys*, *Chacophrys* y *Lepidobatrachus*) y sus agrupaciones como casos de análisis. Distinguimos procesos evolutivos con consecuencias morfológicas (reducción, pérdida, reversión, aparición, duplicación), el origen de la variación (heterocronía, heterotopía, heterometría y heterotipia) y la novedad morfológica en sentido estricto. Desde la perspectiva de la Evolución del Desarrollo, analizamos el cambio de función y la aparición de morfologías únicas y viables en el linaje de los Ceratophryidae. La reducción de las diferencias morfológicas, fisiológicas y ecológicas entre larvas y adultos en *Lepidobatrachus* hacen de este un excelente organismo para aprender y discutir conceptos clásicos y novedosos con enfoques integrados desde diferentes disciplinas de trabajo (morfología, genética del desarrollo, ecología, fisiología).

Palabras clave: Neoformación, Variación, Novedad, Morfología.

ABSTRACT

A review of concepts and definitions used in Comparative Anatomy, Evolutionary Biology and Evo-Devo is presented. The available information about the morphological variation in the monophyletic clade of horned frogs Ceratophryidae (*Ceratophrys*, *Chacophrys* y *Lepidobatrachus*) provides the set of derived features that we considered as examples to discuss: evolutionary processes with morphological consequences (reduction, lost, reversion, neoformation); origin of variation (heterochrony, heterometry, heterotopy, heterotipy), and the morphological novelty *sensu stricto*. From the Evo-Devo perspective we analyzed novelties in which new role is achieved and developmental constraints are disrupted. The ontogeny of *Lepidobatrachus*, with the reduction of morphological, physiological, and ecological differences between larvae and adults seems to represent an excellent model to learn and discuss classical and novel concepts with integrated data from different approaches (developmental genetic, morphology, ecology, physiology).

Key words: Neoformation, Variation, Novelty, Morphology.

Introducción

La idea de evolución de los fenotipos, además de los conceptos de adaptación y especiación, lleva implícita la ocurrencia de un cambio que genera algo nuevo (Müller y Wagner, 2003). En este sentido, la aparición de novedades está asociada al origen de planes corporales y quién podría discutir que las

plumas de las aves o el caparazón de las tortugas no sean tomados como ejemplos de novedades morfológicas de gran peso en la evolución de esos linajes. Sin embargo, aunque esto resulta un tema central en Evo-Devo y en Biología Evolutiva, existe una concepción más intuitiva que operativa en torno a

los términos neoformación, innovación o novedad (Müller y Wagner, 2003; Shubin *et al.*, 2009; Brigandt y Love, 2012; Hall y Kerney, 2012; Hallgrímsson *et al.*, 2012).

Un cladograma es la reconstrucción de los patrones de relaciones de parentesco producto de la evolución, la llamada “reconstrucción filogenética” y está basada en pocos pero muy sólidos principios (Fig. 1). El sistemático, sobre la base de la similitud (estructuras que tienen el mismo origen, posición, forma o composición) establece la **homología primaria** de los caracteres, los define, delimita su variación y analiza las hipótesis de relaciones de acuerdo con las distribuciones de esta variación. En general, seleccionará el cladograma que represente el menor número de cambios de los caracteres (parsimonia) asumiendo que cada cambio es una hipótesis. Al finalizar, dispondrá de una esquema jerárquico y unidireccional de relaciones entre taxones que permitirá formular una clasificación, diagnosticar taxones y a partir del cual, la variación podrá ser usada para estudiar la evolución de los fenotipos. Aquí, el concepto de novedad puede ser asimilado al término **apomorfía** y corresponde a una característica particular derivada y compartida por los miembros del grupo monofilético que definen y que fue heredada por todos los miembros de ese grupo a partir de un antecesor común en el que esta característica habría evolucionado (Grande y Rieppel, 1994). Las subcategorías de la apomorfía dependen de la posición en las ramas de un cladograma dado (**sinapomorfía**, en la divergencia y **autapomorfía** en la rama más distal) y se refieren a la ocurrencia de características derivadas. En la reconstrucción filogenética, las apomorfías pueden representar novedades evolutivas pero no necesariamente morfológicas pues la variación puede implicar una reducción (**vestigio/esbozo**), la pérdida (**ausencia**), reversión (**atavismo/reaparición**), o la aparición (**neoformación, duplicación**).

Müller y Wagner (1991) definieron una **novedad morfológica** de la siguiente manera: “un nuevo elemento estructural en un plan corporal que no tiene homología en el antecesor ni en el mismo organismo (**homología serial**)”. Y más tarde complementaron este concepto con la definición de **innovación clave**, que conecta el origen de una novedad morfológica con las consecuencias filogenéticas para el linaje al abrir posibilidades de explotar nuevos nichos ecológicos y disparar la radiación adaptativa del grupo portador de la innovación (Mü-

ller y Wagner, 2003). Existen ejemplos clásicos de evolución morfológica en donde no hay novedades morfológicas según la definición estricta de Müller y Wagner (1991). Por un lado, ciertos mecanismos de desarrollo que implican bajas tasas de diferenciación (reducción y/o pérdida de huesos del cráneo) y crecimiento (miniaturización) con modificación de estructuras preexistentes que estarían implicados en la evolución de los ciclos de vida en anuros (Trueb y Alberch, 1985; Hanken, 1992; Clarke, 1996; Yeh, 2002). También otros casos, como en las ballenas en las que ciertos cambios morfológicos (aumento en el número de falanges y reducción en el número de dedos, homología serial) tienen consecuencias en que las extremidades se convierten en un apéndice nadador especializado (Cooper, 2007).

Así, la evolución de los fenotipos tiene un significado mucho más amplio que el concepto de novedad morfológica (Müller y Wagner, 1991) y de innovación (Müller y Wagner, 2003) lo cual es inherente al nivel de organización biológica (cambios morfológicos/comportamentales/ fisiológicos versus cambios a nivel molecular) en el que planteamos el estudio (Hall y Kerney, 2011). Como punto de partida, existe un cuerpo interesante de información en la bibliografía científica sobre la variación y la novedad evolutiva donde resulta evidente la relación entre ambas. El origen de la variación es quizás uno de los aspectos más interesantes de la Evo-Devo ya que abarca la genética del desarrollo, la embriología, el exhaustivo análisis de la variación fenotípica incluyendo el registro fósil y reconoce la homología profunda de los procesos de desarrollo y mecanismos de especificación celular como generadores de gran variedad de estructuras (Shubin *et al.*, 2009). Por otra parte, la variación morfológica es la herramienta más contundente que tenemos para interpretar la evolución de los fenotipos y su diversificación (Rieppel, 1996; Maderson y Alibardi, 2000, por citar sólo dos ejemplos puntuales)

Arthur (2004) definió cuatro componentes evolutivos que generan variación: **heterocronía** (literalmente otro tiempo) situaciones en las que las tasas o tiempo de desarrollo de dos o más partes de un organismo son evolutivamente derivadas con respecto a las de otro organismo; **heterometría** (literalmente otra cantidad) cambio evolutivo en la cantidad de desarrollo de una parte con respecto a la de otro organismo; **heterotopía** (literalmente otro lugar) cambia evolutivamente el lugar de desarrollo de una parte con respecto al de otro organismo; y

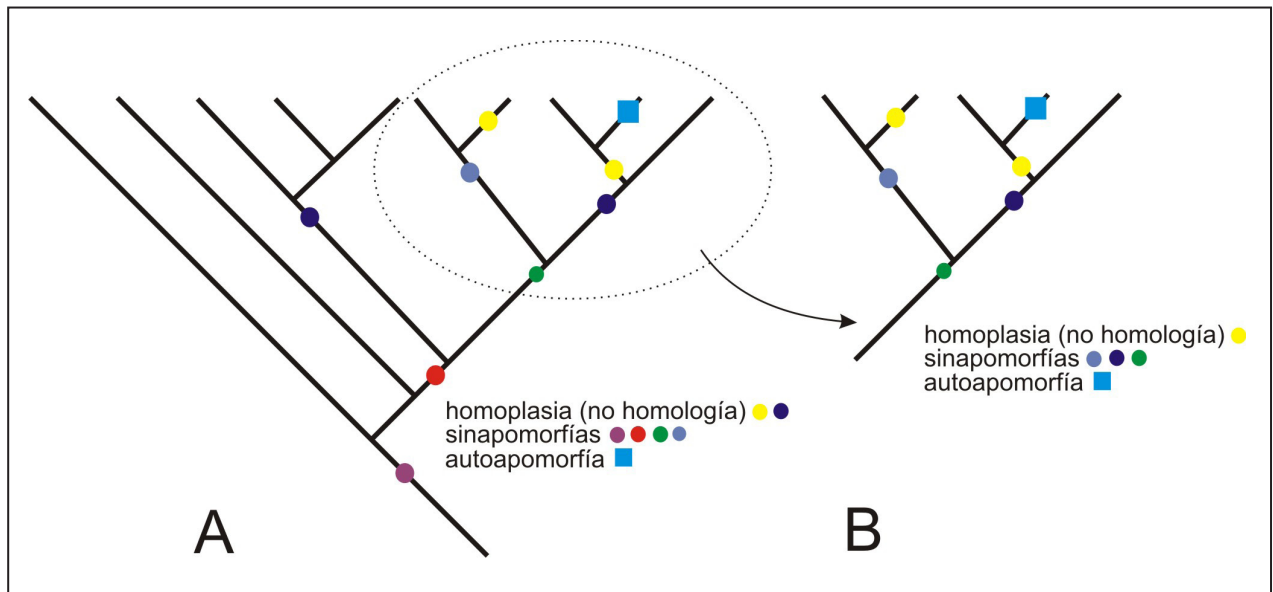


Figura 1. Representación esquemática de un cladograma que resume las relaciones filogenéticas en un linaje. La condición derivada (apomorfia) de los distintos caracteres es graficada con figuras geométricas. Las apomorfias definen o diagnostican linajes y pueden ser resultado de agrandamiento, reducción, pérdida o aparición. En A, los círculos amarillos y violeta oscuro se comportan como homoplasias (no-homologías) porque supuestamente esa condición se habría originado dos o más veces (no hay un único antecesor). Si el nivel de análisis es más inclusivo como el linaje definido por la apomorfia círculo verde (B), el círculo violeta oscuro se comporta como una sinapomorfia mientras que el amarillo continúa siendo una homoplasi. La única condición derivada que se origina una vez y cuya versión plesiomórfica es la ausencia se refiere a la autoapomorfia (cuadrado celeste) que representa en sentido estricto la novedad morfológica para los morfólogos (Müller y Wagner, 1991).

heterotipia (literalmente otro tipo) algo más que un cambio en el tiempo, en el lugar o en la cantidad de algo que ya existe, es algo nuevo. Desde el punto de vista de Arthur (2004) solo la heterotipia genera novedades y es compatible con la definición de novedad morfológica de Müller y Wagner (1991).

Hallgrímsson *et al.* (2012) plantearon ciertos aspectos complementarios donde la novedad (evolutiva) se origina por una transición de un pico adaptativo a otro sin necesidad de producir innovaciones claves que generen la explosión de diversidad; por ejemplo las plumas, en un principio participan en la termorregulación y luego en el vuelo, y por otro lado el origen de variación, que es rara o ausente en la condición ancestral e, implica la ruptura de limitantes del desarrollo en el ancestro que impedían que la variación sea expresada, algo semejante a la heterotipia y la novedad morfológica. Así, este análisis (Hallgrímsson *et al.*, 2012) incluye dos condiciones que son parte de la novedad: 1) cambio de función o rol y 2) una morfología distinta (¿única?) viable.

En la bibliografía reciente sobre el origen de la variación, novedad evolutiva, niveles de organización de la variación, etc. se plantea la necesidad de reducir las controversias para ajustar conceptos a diferentes preguntas relacionadas con la evolución

de la forma biológica y resulta llamativo que cada autor, siguiendo diferentes fundamentos epistemológicos, discutió los conceptos con tópicos clásicos de los textos de anatomía comparada (el caparazón de las tortugas, las extremidades de los tetrápodos, el origen de las crestas neurales, la evolución de los ojos, la evolución de las antenas en los coleópteros, la multicelularidad) (ver Müller y Wagner, 2003; Arthur, 2004; Shubin *et al.*, 2009; Brigandt y Love, 2012; Hall y Kerney, 2012; Hallgrímsson *et al.*, 2012). Aquí, trataremos de utilizar parte de esta información conceptual para analizar otros ejemplos de la evolución morfológica que representen nuevos casos de discusión, a un nivel jerárquico menor ya que no es lo mismo la evolución de los fenotipos a nivel clase, orden, familia o género (en los niveles jerárquicos superiores las diferencias fenotípicas son más marcadas). Para ello, trataremos de interpretar los distintos conceptos e ideas sobre variación y novedad con datos disponibles de la morfología en el linaje de los escuerzos (*Ceratophryidae*), un grupo de ranas “fenotípicamente distintivas”, con el objetivo de hacer un ejercicio que nos permita: 1) discutir aspectos conceptuales de la Anatomía Comparada; de la Biología Evolutiva y de la Evo-Devo; 2) recuperar el interés por la riqueza de información

que nos da el estudio de la variación morfológica intraespecífica (ontogenia) e interespecífica (entre ontogenias); y 3) demostrar que todavía la morfología tiene un alto potencial para disparar nuevas ideas y proyectos.

El cladograma o los cladogramas de los escuerzos (Figura 2)

Actualmente, sobre la base de datos morfológicos y moleculares, los géneros anuros *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* constituyen un clado monofilético. La monofilia del grupo fue planteada sobre bases fenéticas en varios trabajos (Reig y Limeses, 1963; Laurent, 1986; Lynch, 1971; 1973; Maxon y Ruibal, 1988) y fue ratificada en análisis cladísticos por Haas (2003); Fabrezi (2006); Frost *et al.* (2006) y Pyron y Wiens (2011) entre otros. A pesar del común acuerdo de la monofilia del grupo hay dos aspectos muy débiles en las hipótesis de las relaciones del grupo: 1) las relaciones intergenéricas y 2) las relaciones del linaje con otros anuros.

Con respecto a las relaciones intergenéricas, los estudios que involucran a los tres géneros, han propuesto alternativamente como basal a *Ceratophrys* (Maxon y Ruibal, 1988; Fabrezi, 2006; Pyron y Wiens, 2011), *Chacophrys* (Fabrezi y Quinzio, 2008) o *Lepidobatrachus* (Reig y Limeses, 1963; Laurent, 1986; Frost *et al.*, 2006). Cuando se hipotetizan las relaciones del linaje con otros anuros se propuso a los escuerzos como un taxón basal en Bufonidae (Reig y Limeses, 1963), relacionado con Leptodactylidae (Lynch, 1971; Laurent, 1986; Maxon y Ruibal, 1988), basal entre los neobatracios (Fabrezi, 2006), como grupo hermano de *Odontophrynus* (Laurent, 1986), grupo hermano de Batrachyliini siendo basal Telmatobinii (Frost *et al.*, 2006), grupo hermano de Telmatobinii siendo basal Batrachyliini (Grant, 2006) o como un linaje hermano de un gran clado que incluye a Odontophryidae + [(Cyclorhamphidae + (Alsodidae + Hylodidae)) + (Rhinodermatidae + (Batrachylidae + Telmatobiidae))] (Pyron y Wiens, 2011).

Los caracteres derivados

En varios trabajos de morfología (Haas; 2003; Fabrezi, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi y Lobo, 2009) se describieron numerosas sinapomorfías para las formas adultas y larvales de los escuerzos en general y para cada agrupamiento en particular.

Se han propuesto como sinapomorfías de Ceratophryidae Tschudi, 1838: 1) exostosis en maxilares, frontoparietales y escamosos; 2) presencia de un arco parieto-escamosal; 3) rama ótica del escamoso superpuesta a la cápsula ótica; 4) rama zigomática del escamoso fusionada al maxilar —la mayoría de estas condiciones aparecen en taxones no relacionados y estarían asociados a una intensa osificación del cráneo—; 5) dientes monocúspides y no pedicelados y 6) ausencia de parte palatina en el premaxilar —ambas características que también se observan en los pípidos—; 7) fuerte fusión del dentario con el mentomeckeliano —como ocurre en algunos ranoideos—; 8) presencia de colmillos asociados a la mandíbula inferior; 9) articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral. Representarían sinapomorfías débiles las siguientes características: la ausencia de proceso anterolateral en el hioides, la osificación extensiva del proceso posteromedial del hioides y la ausencia de cresta ilíaca. Otros caracteres de la morfología larval que aparecen como derivados son: 10) borde completo de papilas alrededor del disco oral; 11) tubo anal corto y cilíndrico en la prometamorfosis; 12) techo craneal completamente cartilaginoso; 13) fusión incompleta de los ganglios y raíces de los nervios trigémino y facial **en las larvas**.

Para el clado *Ceratophrys* + *Lepidobatrachus*, Haas (2003) y Fabrezi y Quinzio (2008) señalaron como derivados los siguientes rasgos larvales: 1) melanocitos en la dermis; 2) glándulas mucosas; 3) estrato esponjoso diferenciado; 4) tres o más capas en la epidermis; 5) hileras de neuromastos supraorbital e infraorbital discontinuas; 6) neuromastos supratemporales; 7) *m. quadratoangularis* ausente; 8) *m. suspensorioangularis* con origen posterior; 9) *mm. levatores arcuum branchialium I y II* separados por un espacio; 10) proceso pseudopterigoideo ausente; 11) cartilago labial superior de posición dorsal; 12) parte alar y cuerpo del cartilago labial superior fusionados; 13) cuerpo del cartilago labial superior formando una pieza única; 14) fusión medial completa de los infrarostrales; 15) una proyección cartilaginosa como púa en la fusión de los infrarostrales; 16) proceso retroarticular del cartilago de Meckel recto; 17) comisuras proximales ausentes; 18) espículas ausentes; 19) proceso anterolateral del ceratohial ausente; 20) ausencia de radios en los ceratobranquiales; 21) ausencia de *m. interhyoideus* posterior; 22) ausencia de *m. diaphragmatopraecordialis*; y en los adultos 23) origen del *m. depresor*

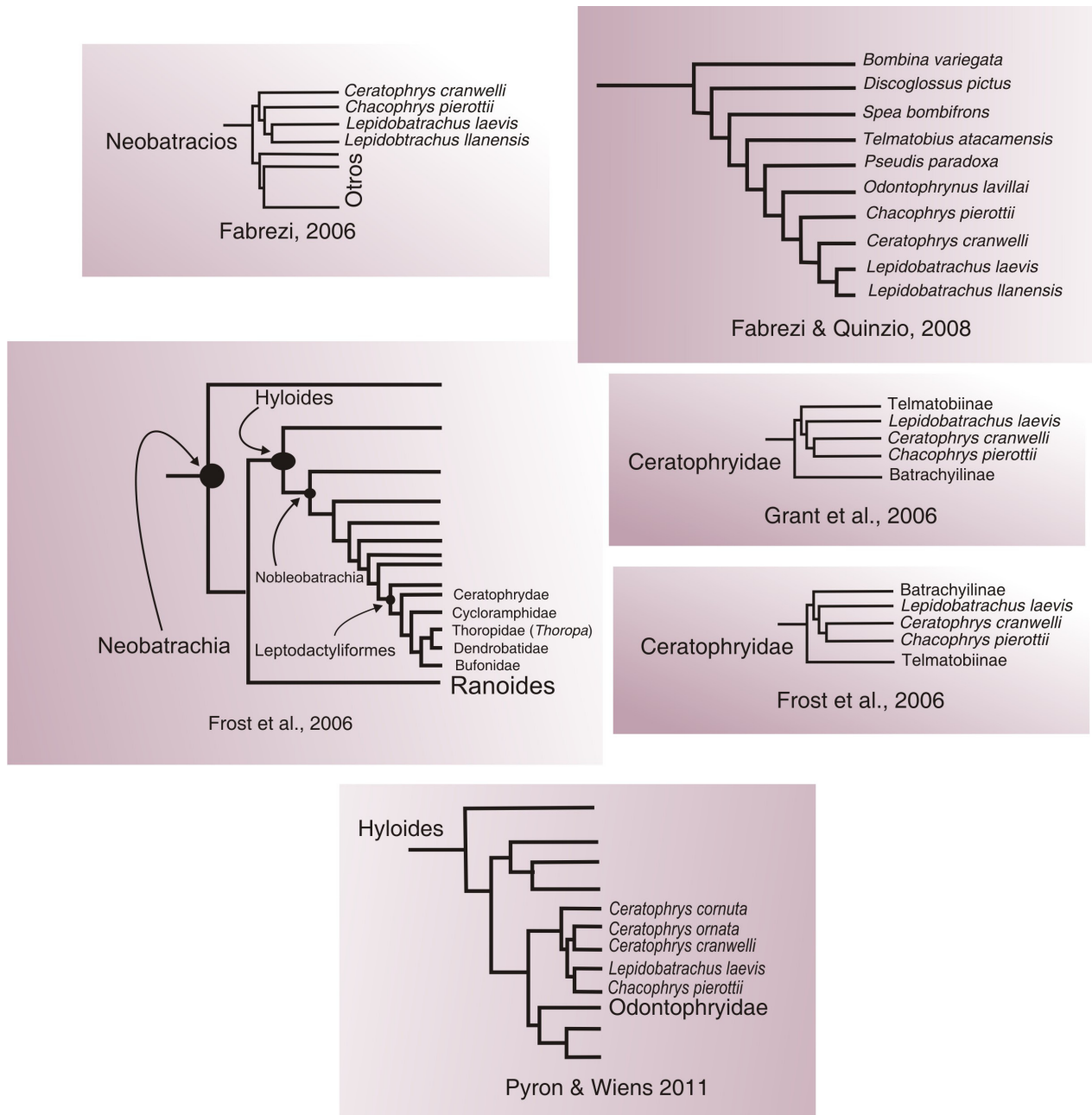


Figura 2. Distintas hipótesis de relaciones de las ranas de la familia Ceratophryidae. La monofilia de *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* está muy bien soportada por datos morfológicos y moleculares, sin embargo las relaciones intergenéricas y de la familia con otros anuros todavía se discuten. Las filogenias moleculares de Frost *et al.* (2006), Grant *et al.* (2006) y Pyron y Wiens (2011) son hipótesis diferentes.

mandibulae entre el escamoso y el anillo timpánico.

La sinapomorfía propuesta para *Ceratophrys* por Fabrezi (2006) fue la presencia de escudos dorsales, aunque cabe aclarar que no todas las especies del género las presentan y por otro lado *Lepidobatrachus asper* y *L. llanensis* también presentan escudos dorsales (Ceí, 1981; Quinzio y Fabrezi, 2012). En cuanto a las larvas, se propusieron como derivados la hilera de neuromastos cruzando el párpado superior, la presencia de un proceso ótico larval y los cuernos

trabeculares muy cortos (Fabrezi y Quinzio, 2008).

Se pueden encontrar numerosos caracteres derivados en *Lepidobatrachus* spp. (Fabrezi, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi y Lobo, 2009): **a)** a partir de la morfología larval surgen :1) línea infraorbital de neuromastos descendente hacia el labio inferior; 2) neuromastos supralabiales; 3) línea media neuromastos divergente de la línea dorsal; 4) línea ventral de neuromastos de posición latero-ventral; 4) ausencia de queratodontes; 5) reducción

de las mandíbulas queratinizadas; 6) labio inferior ausente; 7) doble espiráculo; 8) *m. mandibulolabialis* ausente; 9) proceso cuadrado-etmoidal ausente; 10) conexión ligamentosa entre el proceso muscular y el cráneo; 11) procesos posterior del cartilago labial superior ausente; 12) mandíbula inferior orientada transversalmente; 13) hipobranquiales fusionados; 14) proceso urobranquial truncado. **b)** a partir de la morfología de los adultos los caracteres derivados serían: 15) ceratohiales discontinuos; 16) *m. geniohyoideus lateralis* reducido o ausente; 17) *m. sternohyoideus* con dos partes bien separadas en su origen; 18) componente superficial del *m. sternohyoideus* con fibras que se incorporan a la parte profunda; 19) solo dos pares de *m. petrohyoidei posteriores*; 20) partes derecha e izquierda del *m. hyoglossus* completamente separadas.

En *Lepidobatrachus llanensis* resulta derivada la queratinización de las uñas de las patas y en *Chacophrys pierottii* la presencia de una condricificación expansiva de la cresta parótica en la larva, la presencia de un apéndice nasal y la ausencia de cresta femoral (Fabrezi y Quinzio, 2008).

Procesos evolutivos con consecuencias morfológicas


Reducción: Al definir los estados de carácter usamos la palabra reducción para significar que el estado no está completamente expresado, producto de un desarrollo incipiente o incompleto. Si tenemos datos de la ontogenia podemos inferir para cada alternativa que ese estado está apareciendo (esbozo, desarrollo incipiente) o se está perdiendo (vestigio, desarrollo incompleto).

Entre los caracteres que definen a *Lepidobatrachus* representan reducciones las mandíbulas queratinizadas en las larvas y la condición del *m. geniohyoideus lateralis* (en *L. llanensis*) (Fig. 3). En ambos casos se puede inferir que la reducción implica que se están perdiendo ya que en otros taxa (sea *Lepidobatrachus* basal o terminal) estos caracteres se encuentran expresados en su versión completa.

Ausencia: La ausencia implica que algo se ha perdido y es más fácil de reconocer cuando entre las condiciones observadas hay una reducción (como en el caso del *m. geniohyoideus lateralis* en *Lepidobatrachus llanensis*), por lo que la ausencia del *m. geniohyoideus lateralis* en *L. laevis* se puede interpretar como una pérdida (Fig. 3). Obviamente, la condición de ausente puede implicar que algo nunca estuvo y sería el estado opuesto a la novedad morfológica.

Entre los caracteres derivados que significan la pérdida de estructuras tenemos en Ceratophryidae: la ausencia de parte palatina en el premaxilar; en el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. la ausencia de *m. quadratoangularis*, de proceso pseudopterigoideo, de comisuras proximales, de espículas y radios en las canastas branquiales y de proceso anterolateral del ceratohial (Fig. 4); en el clado *Lepidobatrachus* spp. las ausencias de: queratodontes; labio inferior; *m. mandibulolabialis*; proceso cuadrado-etmoidal; proceso posterior del cartilago labial superior y en los adultos del tercer par de *m. petrohyoidei posteriores* (Fig. 3).

Reaparición o reversión: En general son así interpretadas las condiciones derivadas que en el cladograma aparecen en uno o más nodos internos y que implican nuevamente la condición plesiomórfica en taxones terminales. De Beer (1940) y Gould (1977) usaron los términos de repetición para referirse a este tipo de ocurrencias. La reaparición implica una distancia (temporal y espacial) en la condición y puede ser aplicada a estructuras u órganos atávicos (no confundir con vestigiales o rudimentarios). La existencia de atavismos revela el potencial de los mecanismos de desarrollo de ser conservados y permanecer sin expresión fenotípica por los largos períodos de tiempo (Stiassny, 2003). En poblaciones mantenidas en cautiverio de *Xenopus*, varias anomalías en el esqueleto han sido encontradas en organismos longevos (Smirnov, 1994) y se reconocen como atavismos espontáneos (estructuras que reaparecen de manera aislada en individuos de una población). Cuando la estructura que reaparece es común a todos los individuos de una población, se considera un atavismo táxico o reversión filogenética de un carácter (Stiassny, 2003). Wiens (2011) publicó una filogenia generada a partir de caracteres moleculares que trata sobre la supuesta re-aparición de dientes en la mandíbula inferior en *Gastrotheca guenterii*. Según este autor, la ausencia de dientes en la mandíbula inferior caracterizó 250 millones de años de la historia de los anuros. Lamentablemente, el trabajo no incluye una descripción morfológica de los dientes de las formas ancestrales y del anuro en cuestión para documentar la similitud de la reaparición y por lo tanto el trabajo resulta incompleto.

En los escuerzos, los caracteres que representan reversiones a la condición de ~~an~~  ~~basales~~ son los dientes monocúspides y no pedicelados (Fabrezi, 2001) (Fig. 5) y la ausencia de parte palatina en el premaxilar (Fabrezi y Emerson, 2003) como en

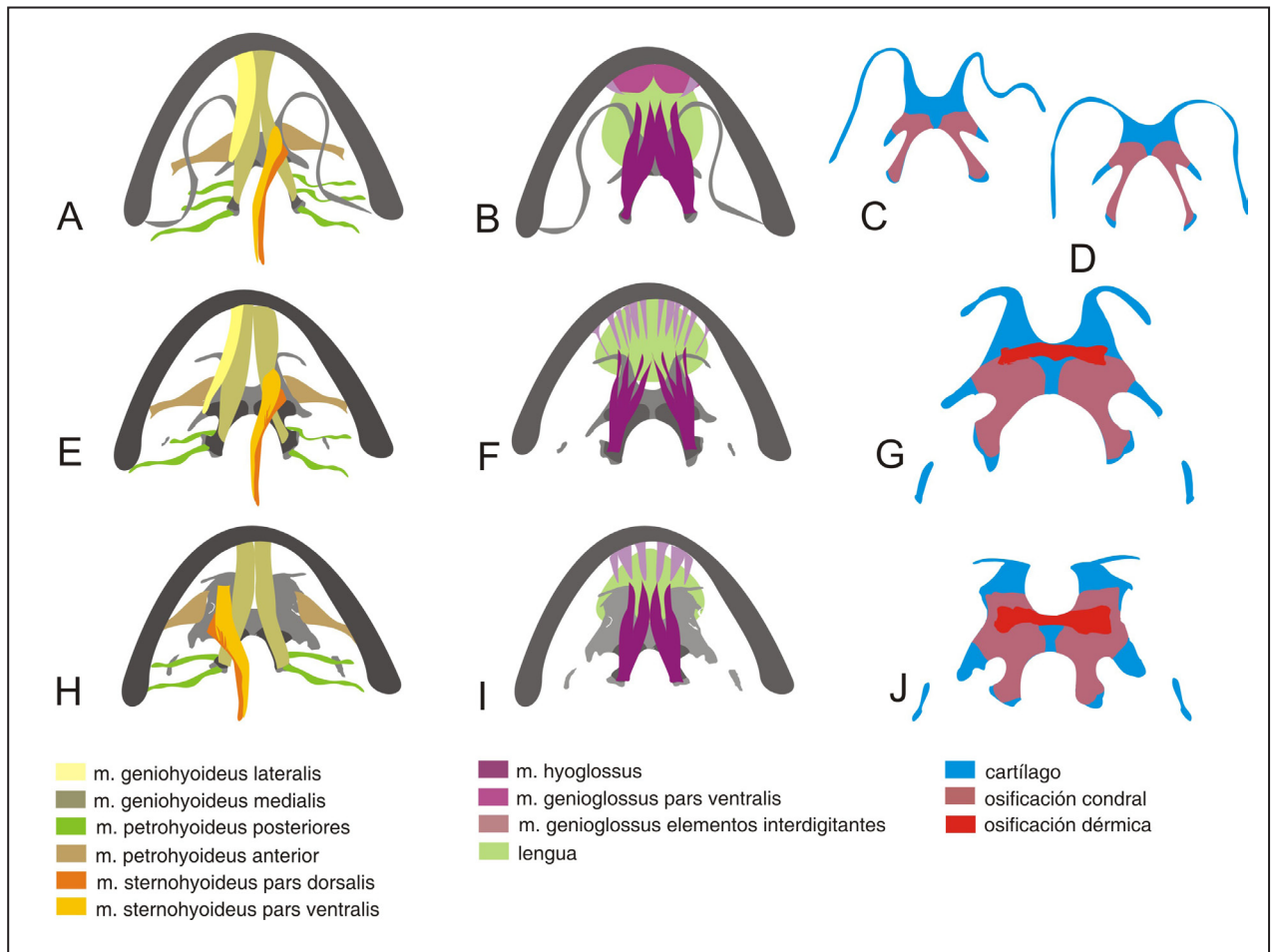


Figura 3. Esquemas que representan la variación en el sistema hiogloso (músculos del hioides y de la lengua y esqueleto hioides) entre los escuerzos (tomado de Fabrezi y Lobo, 2009). A, B, C y D. *Chacophrys pierottii* y *Ceratophrys cranwelli*. E, F y G. *Lepidobatrachus llanensis*; H, I y J. *Lepidobatrachus laevis*. En A, E y H, se observa la secuencia de reducción y pérdida del *m. geniohyoideus lateralis*; la desaparición del par anterior de *mm. petrohyoidei posteriores* y el aumento de complejidad en la división (en partes dorsal y ventral) del *m. sternohyoideus*. En los escuerzos, el *m. sternohyoideus* se separa en dos partes y en *Lepidobatrachus* las fibras de la *pars ventralis* se originan anteriormente, cerca del origen de los cuernos hiales y se interdigitan con las de la *pars dorsalis*. En *L. laevis* las dos partes del *m. sternohyoideus* tienen más fibras. En B, F e I, se observa la variación hacia la completa separación del *m. hyoglossus* y el menor número de partes del *m. genioglossus*. En C, D, G, y J, el esqueleto hioides en vista dorsal, en *Lepidobatrachus* spp. la extensión de la osificación condral de los procesos posteromediales crece sobre el cuerpo del hioides; el hioides es corto, los cuernos hiales se interrumpen (hay una porción ótica y otra anterior) y durante la metamorfosis se diferencia una osificación de membrana, transversal sobre la superficie dorsal del hioides.

los pípidos; mientras que la discontinuidad de los ceratohiales en el hioides de *Lepidobatrachus* (Fig. 3) es una condición única entre los neobatracios y frecuente en los anuros arqueobatracios.

Como reversiones o repariciones, los escudos dorsales también resultan un tema para analizar en la morfología de algunos *Ceratophryidae* (Fig. 6). Los escudos dorsales son poco frecuentes entre los anuros y han sido descritos en ceratófridos, braquicefálidos y dendrobátidos (Trueb, 1973; Fabrezi, 2006; Quinzio y Fabrezi, 2012). Algunos estudios han sugerido cierta similitud estructural, topológica y topográfica entre los escudos de anuros actuales y temnospóndilos del Paleozoico (DeMar,

1966; Toledo y Jared, 1993) y podrían representar un ejemplo parecido al de los dientes antes mencionado. Sin embargo, mejor evitar la espectacularidad de las interpretaciones y limitarnos a los que podemos documentar. Si se comparan los escudos de escuerzos (Quinzio y Fabrezi, 2012) y braquicefálidos (Campos *et al.*, 2010) se observan diferencias estructurales a nivel histológico, en las relaciones con las vértebras presacras y en el origen de los osteoblastos a partir de los cuales se diferencian los escudos (Quinzio y Fabrezi, 2012). Desde esta perspectiva y considerando la gran distancia en tiempo evolutivo con las armaduras de los anfibios fósiles, se puede sugerir que los escudos dorsales en Neobatrachia represen-

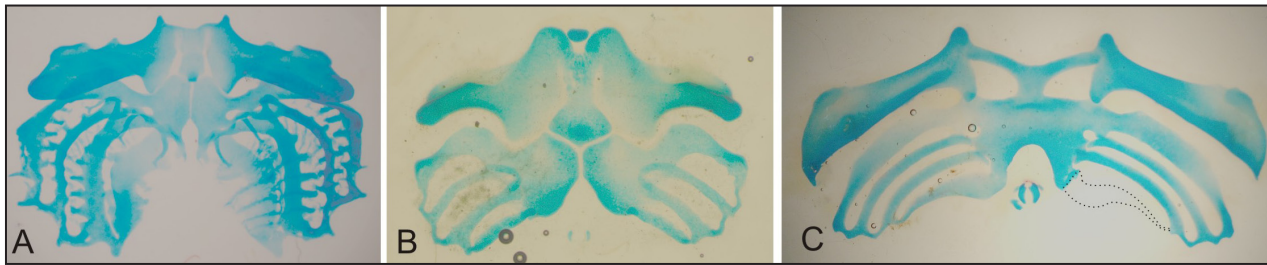


Figura 4. Esqueleto hiobranquial en larvas de A. *Chacophrys pierottii*; B. *Ceratophrys cranwelli*; y C. *Lepidobatrachus laevis*. Todas las partes del esqueleto son equivalentes, en B y C se observan reducciones y pérdidas de procesos, radios y espículas. La variación en la cantidad de desarrollo (heterometría) también se pone de manifiesto en el incremento de la condricación en las uniones entre los elementos del aparato hiobranquial (sindesmosis versus sincondrosis). En C los elementos del esqueleto forman una pieza única por uniones cartilaginosas continuas.

tan neoformaciones o nuevas estructuras que no son homólogas e implican convergencias.

Duplicación: Es un tipo de morfología que tiene que ver con el concepto de homología serial, también llamado homotipia. Se refiere a la similitud de partes del mismo individuo (extremidades, órganos pares, falanges de un dedo, división de músculos).

En los escuerzos encontramos la división en partes dorsal y ventral del *m. sternohyoideus* (Fig. 3) (Fabrezi y Lobo, 2009) y el doble espiráculo en las larvas de *Lepidobatrachus* (Ruibal y Thomas, 1988).

Procesos de desarrollo que originan variación

Heterocronía: La variación en los tiempos/tasas de desarrollo es muy prolífica al producir diferencias

interespecíficas (Fabrezi, 2011). Gran parte de la variación que se percibe puede ser ocasionada por heterocronía aunque no siempre se conozcan los tiempos reales de desarrollo (Fabrezi, 2012). Varios caracteres derivados en los escuerzos resultan de una variación heterocrónica con respecto a otros anuros, por ejemplo, el tubo anal corto y cilíndrico en la prometamorfosis y la incompleta fusión de los ganglios y raíces de trigémino y facial en las larvas.

Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. las larvas muestran como condiciones derivadas rasgos estructurales de la piel que en otros anuros aparecen recién en la metamorfosis: melanocitos en la dermis, glándulas mucosas, estrato esponjoso diferenciado, tres o más capas en la epidermis (Fig. 7). Aunque no ha sido analizado

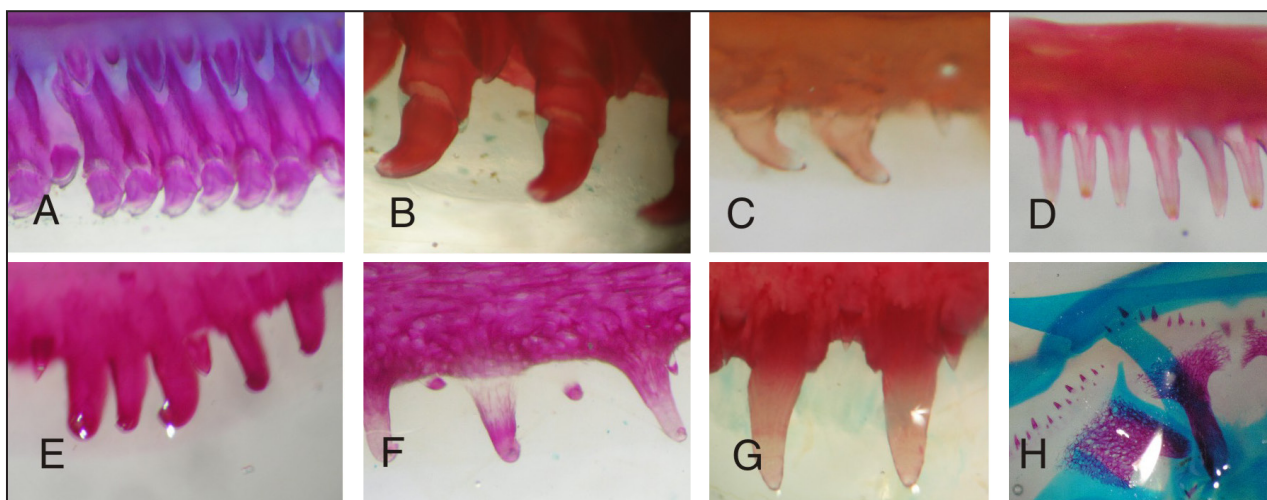


Figura 5. Dientes en la mandíbula superior (en maxilares) de varios anuros: A y B. Dientes pedicelados y bicúspides de *Leptodactylus chaquensis* (A) y *Hoplobatrachus occipitalis* (B). C y D. Dientes no pedicelados y monocúspides en *Pipa parva* (C) y *Xenopus wittei* (D). E–H. Dientes no pedicelados y monocúspides en *Ceratophrys cranwelli* (E), *Chacophrys pierottii* (F), *Lepidobatrachus laevis* (G) y en una larva de *L. llanensis* (H). En esta última se observa que los primordios de los dientes se encuentran diferenciados simultáneamente con los esbozos de las osificaciones membranosas de maxilar y premaxilar a diferencia de lo que sucede en la mayoría de los anuros, que los dientes aparecen al finalizar la metamorfosis cuando los huesos maxilar y premaxilar tienen bien desarrolladas todas sus partes. Smirnov y Vasileva (1995) plantearon que los dientes no pedicelados se originan por una aceleración del desarrollo donde la osificación es tan intensa que reduce la zona de debilidad que separa la corona del pedicelo en los dientes típicos de los anuros.

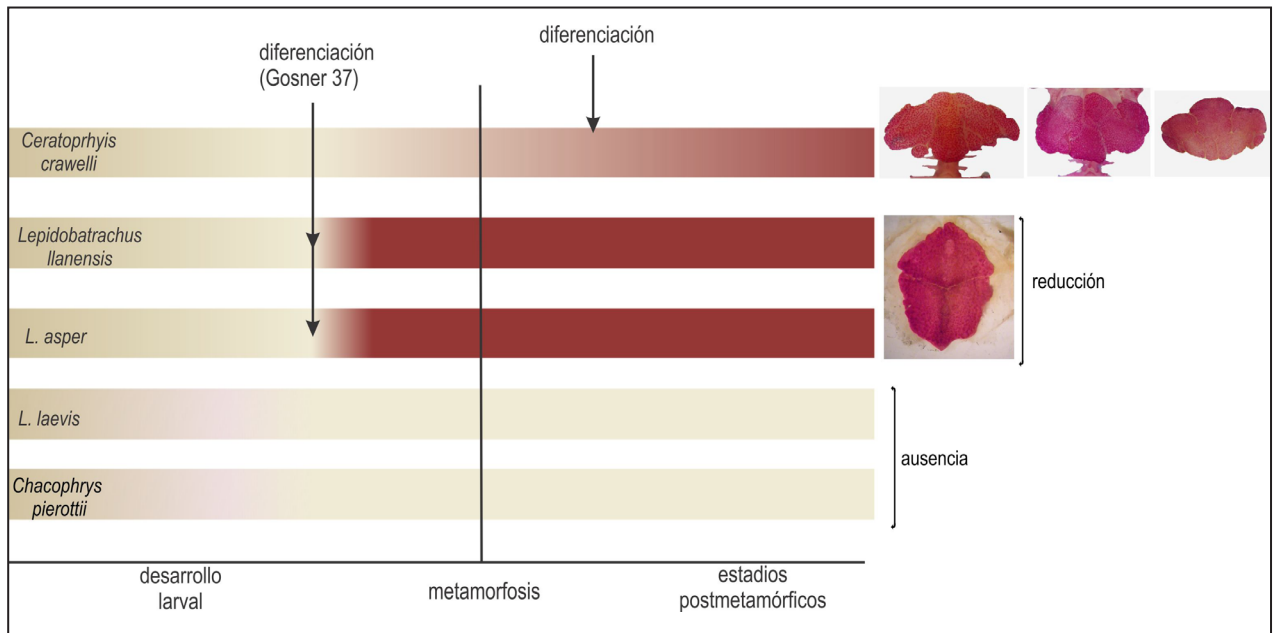


Figura 6. Los escudos dorsales en los escuerzos presentan variación tanto en el momento en el que comienzan su diferenciación como en el grado de desarrollo que alcanzan en las distintas especies. En *Lepidobatrachus asper* y *L. llanensis* los escudos dorsales aparecen en estadios larvales mientras que en *Ceratophrys cranwelli* se desarrollan en estadios postmetamórficos, lo cual revela una marcada heterocronía. En las especies de *Lepidobatrachus* los escudos están representados por dos placas mediales en *L. llanensis* y una placa medial en *L. asper* y podrían ser considerados vestigiales o reducidos con respecto a los escudos en *C. cranwelli*. En *C. cranwelli* se forma un complejo de varias placas óseas que se incorporan en la periferia, el número de placas es mayor en individuos de más edad (Quinzio y Fabrezi, 2012). No existen argumentos para suponer similitud profunda (atavismo táxico) entre las armaduras de los anfibios paleozoicos y los escudos dorsales de los neobatracos y existen argumentos para sostener que los escudos dorsales de los escuerzos no son homólogos de los escudos de *Brachycephalus* spp. (Campos *et al.*, 2010). Los escudos resultarían entonces nuevas estructuras.

en la filogenia, pero relacionado con el rápido desarrollo y diferenciación de la piel, el gran tamaño de los neuromastos en *Lepidobatrachus* spp. también puede mencionarse como ejemplo de heterocronía y de heterometría. Probablemente la temprana adquisición de caracteres de piel adulta en estadios prometamórficos conlleve un rápido crecimiento de los órganos de la línea lateral. Es oportuno mencionar otro evento heterocrónico más, relacionado con la línea lateral en *Lepidobatrachus laevis*, que es su continuidad ontogenética en estadios adultos lo que implica que los mecanismos de desarrollo que en la mayoría de los anuros hacen desaparecer este sistema durante o al finalizar la metamorfosis en esta especie no se expresan.

Heterometría: La variación en la cantidad de desarrollo tiene consecuencias directas en la forma general. En los escuerzos adultos, la mayoría de los caracteres derivados en el cráneo (exostosis en maxilares/frontoparietales/escamosos; presencia de un arco parieto-escamosal, rama ótica del escamoso superpuesta a la cápsula ótica, rama zigomática del escamoso fusionada al maxilar; fuerte fusión del dentario con el mentomeckeliano) o larval (techo

craneal completamente cartilaginoso) reflejan un desarrollo intenso y extendido (por ejemplo las ramas del escamoso son grandes). Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. mencionamos varios caracteres derivados que sugieren mayor desarrollo de las estructuras cartilaginosas de las mandíbulas larvales (alas y cuerpo del cartilago labial superior fusionados, cuerpo del cartilago labial superior formando una pieza única; fusión medial completa de los infrarostrales; una proyección cartilaginosa como púa en la fusión de los infrarostrales) y el aparato hiobranquial (Fig. 4). En *Lepidobatrachus llanensis* es heterométrica la queratinización de las uñas de las patas (Fabrezi, 2011) y en la larva de *Chacophrys pierottii* la presencia de una condricación expansiva de la cresta parótica. La variación en el grado de desarrollo de los escudos dorsales entre las especies de *Lepidobatrachus* y *Ceratophrys cranwelli*, resultan también claros casos de heterometría (Fig.6).

Heterotopía: Una de las características más notables del cráneo de los escuerzos es la articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral, hecho que permite

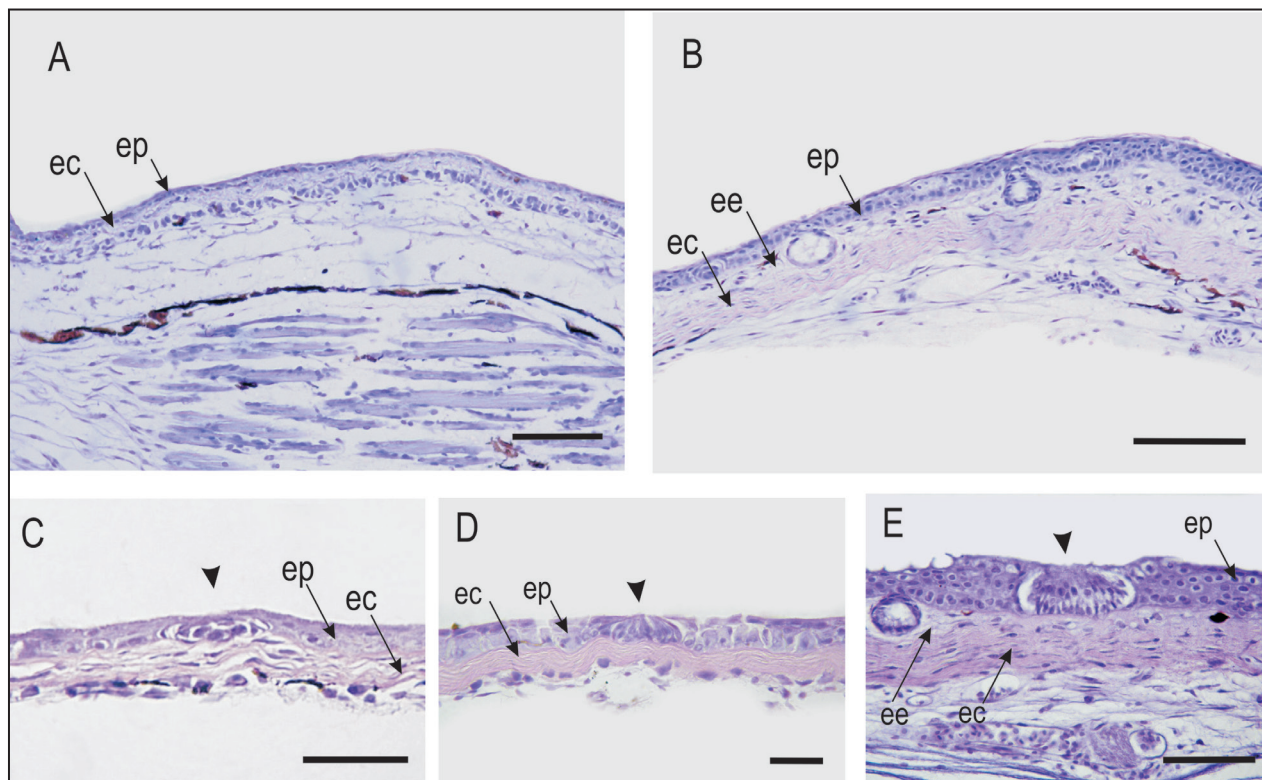


Figura 7. Cortes histológicos de piel del dorso en *Chacophrys pierottii* (A y C), *Lepidobatrachus llanensis* (B), *Odontophrynus lavillai* (D) y *Lepidobatrachus laevis* (E). A y B, estructura de la piel en estadio larval 37 de la tabla de Gosner (1960) que muestran las diferencias: la piel de *C. pierottii* (A) presenta características típicas de estadios larvales (epidermis bicapa y dermis formada solo por el estrato compacto muy delgado) mientras que en *L. llanensis* (B) se distingue la epidermis pluriestratificada y la dermis con sus dos estratos (esponjoso y compacto) diferenciados, también hay glándulas y melanocitos. La barra representa 100 μ m. En C, D y E, se pueden comprar los tamaños de los neuromastos de la línea dorsal en *C. pierottii* (C), *O. lavillai* (D) y *L. laevis* (E), en larvas estadios 37 de Gosner (1960), la barra representa 50 μ m. El mayor desarrollo y espesor del tegumento implica órganos de mayor tamaño. Abreviaturas: ec: estrato compacto; ee: estrato esponjoso, ep: epidermis, las flechas señalan los neuromastos.

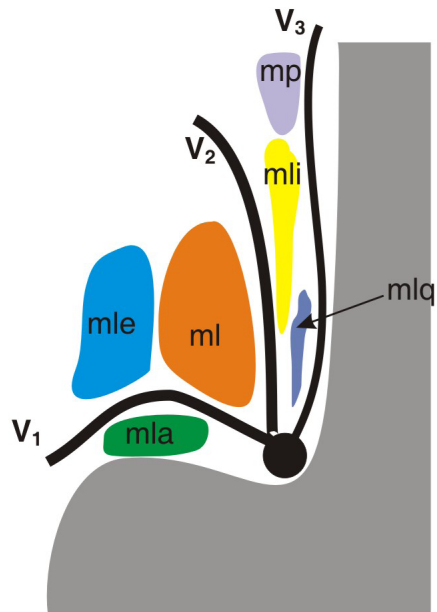
una gran apertura de la boca, con los extremos representados por *Chacophrys* y *Lepidobatrachus* (en *Lepidobatrachus* se encuentra muy por detrás) (Fabrezi, 2006). Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. el origen del *m. suspensorioangularis* se encuentra desplazado hacia atrás en la larva y el depresor de la mandíbula (que incluye al *m. suspensorioangularis*) se localiza entre el escamoso y el anillo timpánico (Fabrezi y Quinzio, 2008). En *Lepidobatrachus*, el desplazamiento de la suspensión mandibular hacia atrás, genera también un desplazamiento en la posición de los músculos elevadores de las mandíbulas cambiando las relaciones con las ramas del trigémino. A diferencia de todos los anuros, tanto en la larva como en los

adultos de *Lepidobatrachus* los músculos elevadores de la mandíbula se ubican por detrás de las ramas del nervio trigémino (Fig. 8) lo cual es consecuencia de heterotopía (Fabrezi, 2011).

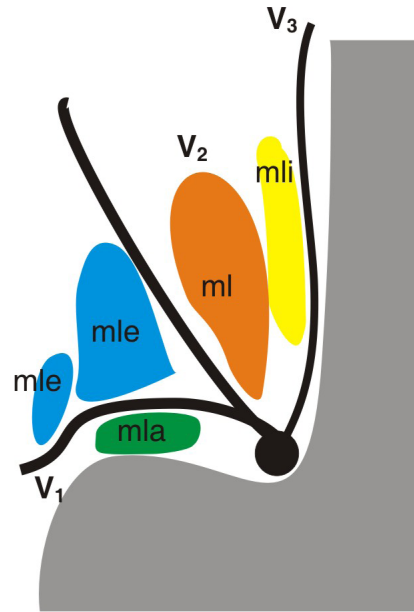
Heterotipia (neoformación): Aquí nos debemos detener a analizar qué caracteres aparecen *de novo* en el cladograma de los escuerzos.

Encontramos los colmillos asociados a la mandíbula inferior que representarían entidades diferentes a los de otros linajes de anuros y que habrían evolucionado con la captura de grandes presas (Fabrezi y Emerson, 2003) (Fig. 9). La ontogenia de los mismos revela que se diferencian al comenzar la metamorfosis, como núcleos de osificación membranosa independientemente de los cartílagos

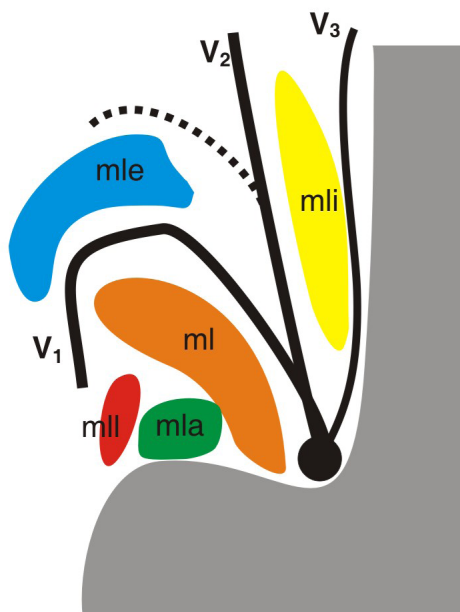
→ **Figura 8.** En el linaje de los ceratófridos, un ejemplo interesante de variación heterotópica corresponde a las relaciones topográficas de los músculos elevadores de las mandíbulas con respecto a las ramas del nervio trigémino. En anfibios, la variación en el origen e inserción de los músculos elevadores, orientación de sus fibras y la posición relativa, tal como se reconocen en larvas y adulto ha sido investigada por Haas (2001) con patrones distintivos para cada orden de Lissamphibia y como se observa en la figura, existirá un patrón derivado en *Lepidobatrachus* que es concomitante con el desplazamiento en dirección posterior de la suspensión mandibular tanto en la larva como en el adulto (Fabrezi, 2011).



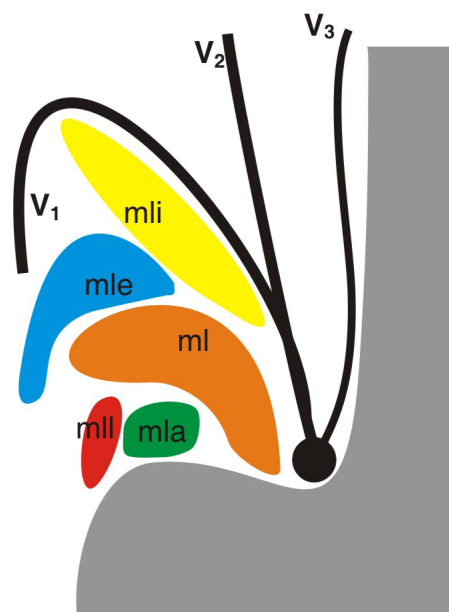
Gymnophiona



Caudata



Anura



Lepidobatrachus spp.

mli: músculo levator mandibulae lateralis
 mle: músculo levato mandibulae externus
 mli: músculo levator mandibulae internus
 mla: músculo levatoe mandibulae articularis
 ml: músculo levator mandibulae longus
 mp: músculo pterigoydeus
 mlq: músculo levator quadati

V₁: rama oftálmica del nervio trigémino
 V₂: rama maxilar del nervio trigémino
 V₃: rama mandibular del nervio trigémino

mandibulares y que posteriormente se fusionan al complejo mentomeckeliano/dentario (Fabrezi y Emerson, 2003). Esto conlleva una sínfisis mandibular inmóvil y una disminución del número de fibras de los músculos del piso de la boca (*m. submentalis*, *m. intermandibulares* y *m. interhyoideus*) siguiendo la secuencia *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* (Fabrezi y Lobo, 2009). Además, la ausencia de parte palatina en el premaxilar permite la ubicación de los colmillos sobre la cara interna del premaxilar cuando la boca se cierra (Fabrezi y Emerson, 2003). En esa misma secuencia, se presentan cambios heterométricos y heterotópicos relacionados con el desplazamiento de la suspensión mandibular hacia atrás que permiten una gran apertura de la boca (Fabrezi, 2006). Todos estos cambios convergen en el incremento de la capacidad de ingerir presas de más tamaño (megalofofia). Cuanto más pronunciados son estos cambios más temprano aparecen en la ontogenia, como es el caso de la larva de *Lepidobatrachus* (Fabrezi, 2011). La megalofofia podría tener entonces consecuencias en un incremento fuerte de tamaño corporal.

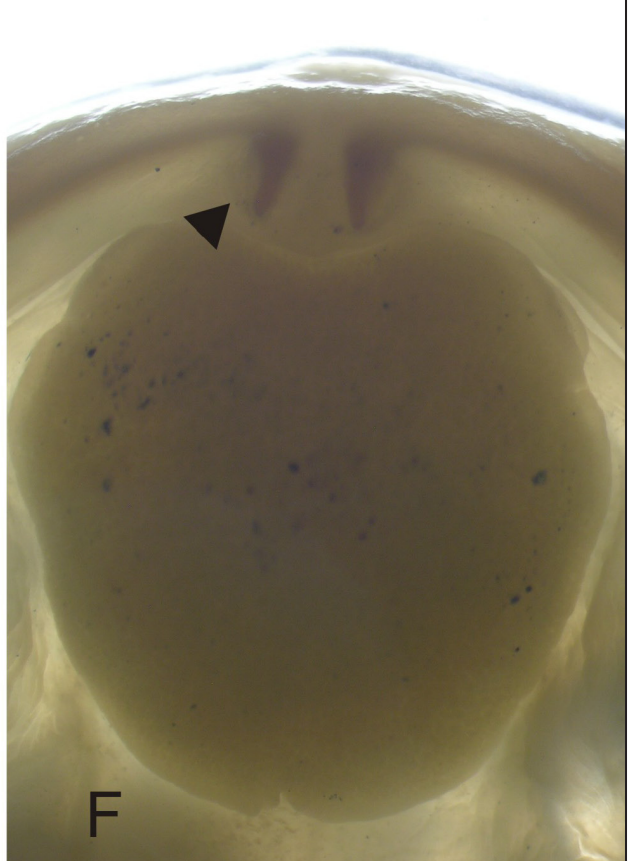
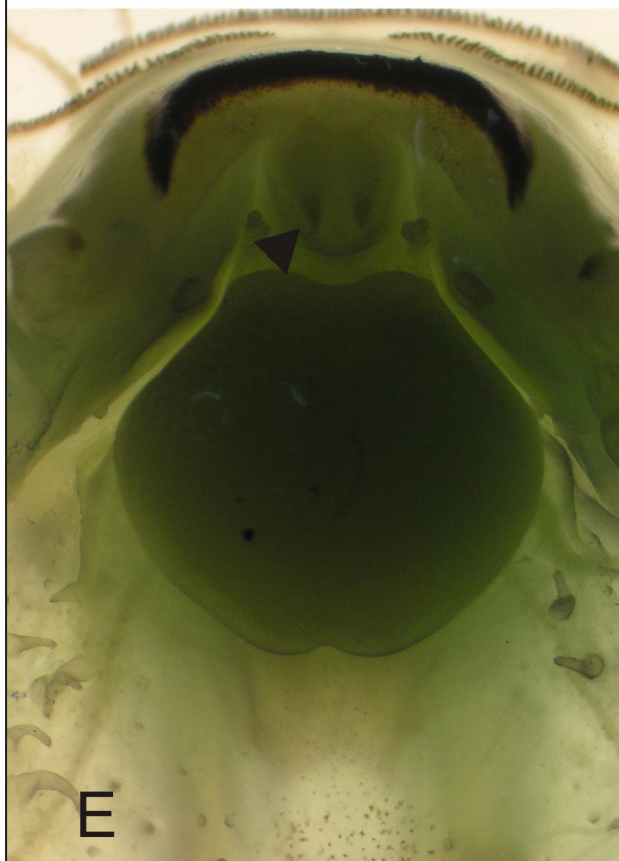
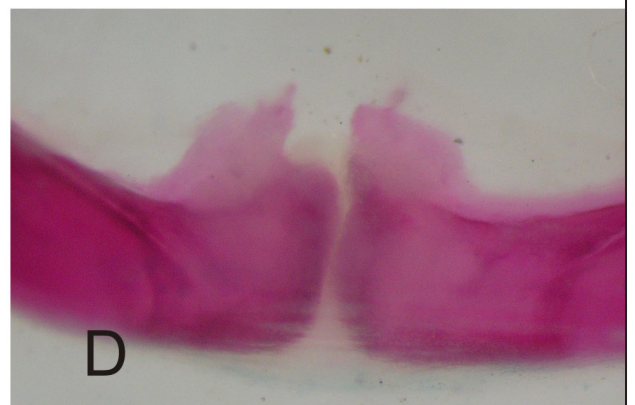
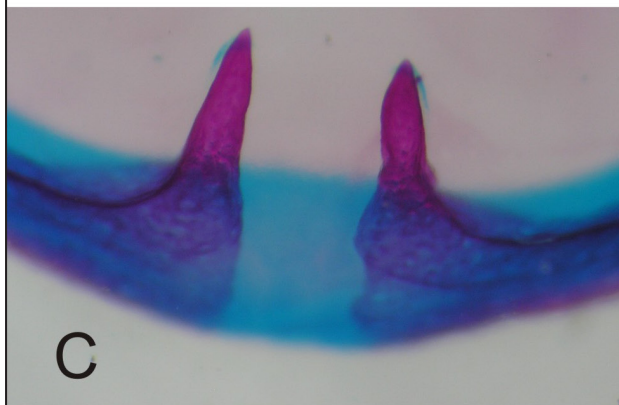
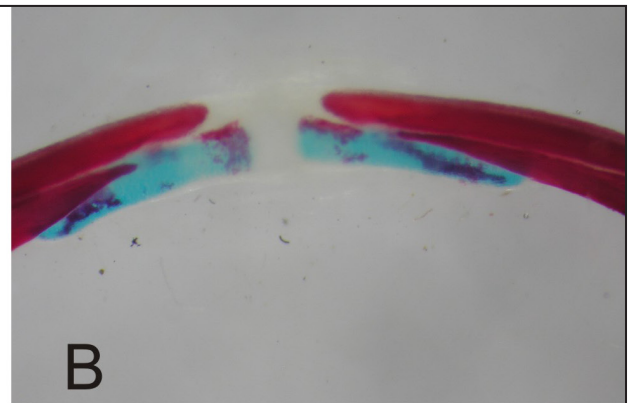
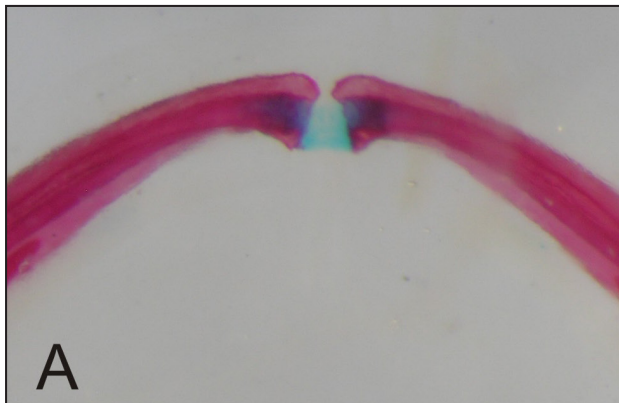
Otro elemento que resulta novedoso es la presencia de un hueso hioideo (Fig. 3). Fabrezi (2006) había señalado la presencia de un hueso transversal, identificado como parahyoides, en el esqueleto hioides de *Lepidobatrachus* spp. y un viejo espécimen de *Chacophrys pierottii*. Esta estructura resultó derivada y definía el clado *Chacophrys* + *Lepidobatrachus*. En un análisis posterior (Fabrezi y Lobo, 2009) observaron que esta osificación dérmica no podía ser propuesta como homología primaria del parahyoides de los restantes anuros ya que es una osificación dorsal no ventral como el hueso de los anuros arqueobatracios. La osificación del hioides de *Lepidobatrachus* representaría una estructura nueva que se integra a otros cambios estructurales (reducción de fibras de los músculos del piso de la boca, hioides con ceratohiales discontinuos, reduc-

ción (*Lepidobatrachus llanensis*)/pérdida (*L. laevis*) de músculos hioideos como el *m. geniohyoideus rama lateralis* y el par anterior de *m. petrohyoideus posteriores* (Fig. 3). A estos cambios se suma una lengua pequeña y con una musculatura simple que parecen haber evolucionado en un complejo distintivo para alimentarse bajo el agua (Fabrezi y Lobo, 2009). Las características del aparato hiogloso completo en *Lepidobatrachus* indican que es una estructura fuerte que confiere resistencia al piso de la boca al tragar mientras que las reducciones en la lengua y su musculatura sugieren una menor importancia en la captura de presas.

Del análisis precedente, surgen algunas consideraciones generales:

- 1) Los términos reducción, ausencia, reversión, duplicación pueden ser asimilados a procesos que originan variación en el desarrollo (heterocronía, heterometría, heterotopía) y que quizás resulten más descriptivos. Sin embargo en ausencia de datos de desarrollo siempre es mejor usar términos más ambiguos.
- 2) En la historia de los escuerzos, la variación en el desarrollo ha generado numerosos caracteres derivados. Si no conociéramos los tiempos de desarrollo larval, deberíamos inferir que la mayoría de los caracteres derivados del cráneo y sobre todos los localizados en las mandíbulas (intensa osificación y gran desarrollo de la boca, migración posterior de la suspensión mandibular) requieren más tiempo que en otros anuros pero esto no es así; en los escuerzos hay gran cantidad de desarrollo en poco tiempo (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011; Fabrezi, 2012).
- 3) En la historia de los escuerzos es posible

→ **Figura 9.** La presencia de colmillos en la mandíbula inferior es compartida por los tres linajes de escuerzos y están asociados a la unión inmóvil de la sínfisis mandibular. A y B representan las sínfisis mandibulares de *Hymenochirus boettgeri* y *Xenopus wittei*, en los que se observa una unión cartilaginosa y la ausencia aparente de mentomeckeliano. C, la sínfisis en un espécimen de *Chacophrys pierottii* al finalizar la metamorfosis donde se observa la fusión de los componentes cartilaginosos de las hemi-mandíbulas y los colmillos diferenciados, incorporados al dentario (¿mentomeckeliano ausente?). D, la sínfisis mandibular en un juvenil de *Ceratophrys cranwelli* (sin tinción para cartilago). En E y F vistas del piso de la boca en larvas de *Chacophrys pierottii* donde se pueden observar los esbozos de los colmillos (a partir de osificaciones membranosas heterotópicas, independientemente de las mandíbulas. E, en una larva antes de comenzar la metamorfosis (estadio 41 de la tabla de Gosner) y F, cuando la metamorfosis está avanzada (estadio 45 de la tabla de Gosner). Las características morfológicas y embriológicas de estos colmillos son diferentes a las de los colmillos de otros anuros y claramente representan una novedad ya que en otros, por ejemplo ránidos, los colmillos se diferencian como una proyección del dentario (Fabrezi y Emerson, 2003). Los colmillos tampoco podrían ser considerados homólogos de dientes verdaderos ya que se diferencian de manera distinta a los dientes de la mandíbula superior.



reconocer, según las definiciones de Arthur (2004) y Müller y Wagner (1991), dos novedades morfológicas: los colmillos en la mandíbula inferior en los tres géneros y el hueso dérmico dorsal del hioides en *Lepidobatrachus*. Con respecto al hueso dérmico dorsal del hioides de *Lepidobatrachus*, se integra al aparato hiogloso, que presenta modificaciones estructurales importantes en toda su organización.

- 4) Del análisis de los caracteres derivados en los escuerzos y aquellos que son particularmente distintivos en *Lepidobatrachus*, tanto en las larvas como en los adultos, se desprende que la mayoría resulta de cambios (heterométricos, heterocrónicos, heterotópicos y heterotípicos) en el cráneo y en particular en el esqueleto visceral asociados al mecanismo de alimentación. Contrasta esta gran variación con la escasa variación en la morfología del esqueleto postaxial. Una única sinapomorfía del esqueleto postaxial para los Ceratophryidae es la ausencia de cresta en el ilion, lo cual a su vez podría estar relacionada con la presencia de un músculo *iliacus externus* muy corto y un *m. tensor fascia latae* casi vestigial (Limeses, 1964). Otro carácter que parece derivado es la presencia de escudos dorsales en algunas especies de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* (Cei, 1981; Quinzio y Fabrezi, 2012) que puntualizamos en otro apartado. Aun cuando el grupo además comparte la forma y longitud de las vértebras presacras anteriores (Lynch, 1973) el esqueleto axial y apendicular no presenta particularidades (Goldberg y Fabrezi, en preparación). Esto se explicaría por la organización modular de los organismos, que implica que los distintos sistemas anatómicos tienen sus propias rutas del desarrollo, coherentes dentro de sí mismas y que pueden cambiar sin interferir con otros módulos, es decir que pueden evolucionar de manera independiente (Gass y Bolker, 2003). En el caso de los anuros, con excepción del a musculatura axial que cambia después de la metamorfosis, el sistema músculo esquelético postaxial se diferencia, desarrolla y crece independientemente de módulos del plan corporal larval. El hecho

de que encontremos novedades morfológicas en ciertos módulos (ejemplo: los arcos viscerales) en donde la morfología larval está fuertemente involucrada nos revela la importancia de la larva en la evolución morfológica de los anuros.

- 5) La variación de los escudos dorsales en los escuerzos demuestra de manera certera cómo cambios en el desarrollo de una única estructura documentan la ocurrencia de procesos generadores de variación (heterocronía, heterometría, heterotopía), que conducen a interpretar ausencias (*Lepidobatrachus laevis*), reducciones (*L. asper* y *L. llanensis*), apariciones (*Ceratophrys* spp.) y novedades morfológicas.

La innovación clave, el pico adaptativo y la ruptura de limitantes

El concepto de novedad morfológica se refiere a nuevas partes de cuerpo mientras que las innovaciones se refieren a nuevas funciones y constituyen un programa de investigación claramente distinto del estudio de la adaptación (Wagner y Larsson, 2007). El concepto de innovación clave invoca conexiones causales entre la adquisición de ciertos caracteres derivados y la dinámica evolutiva de un clado y no puede ser analizado sólo como resultado de la selección natural y la especiación. Por esta razón es importante expandir el análisis hacia otros horizontes, por ejemplo el desarrollo (Müller y Wagner, 2003).

Hallgrímsson *et al.* (2012) plantearon el origen de la novedad evolutiva teniendo en cuenta dos aspectos: la aparición de un nuevo pico adaptativo que en un principio puede co-existir con uno pre-existente que sencillamente es un cambio de rol o función y la ruptura de una limitación en el desarrollo que facilita la integración estructural y funcional de la novedad evolutiva, que lisa y llanamente es una morfología distintiva viable (¿y única?).

Con respecto a estas definiciones, está claro que en los escuerzos la megalofagia representaría la aparición de un nuevo pico adaptativo asociado a determinadas características morfológicas que en *Lepidobatrachus* involucra una ruptura en las restricciones del desarrollo y provoca numerosos cambios anatómicos y fisiológicos integrados que comprometen todo el mecanismo de alimentación para ocupar un nuevo nicho (la vida acuática durante los cortos períodos de actividad). Además estos

cambios disminuyen las diferencias morfológicas, funcionales y ecológicas entre larvas y adultos (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011).

En un trabajo reciente (Bloom *et al.*, 2012) se describieron cambios de señales moleculares en estadios embrionarios avanzados de *Xenopus* y *Ceratophrys* que pueden generar la diferenciación de un intestino carnívoro, no omnívoro, fenotípicamente semejante al intestino de la larva de *Lepidobatrachus* spp., que incluye un exagerada asa gastroduodenal, un intestino anterior transversal (“estómago”), hígado dispuesto medialmente y reducido y páncreas dorsal; estos cambios son más pronunciados en *Ceratophrys* que en *Xenopus*. Los hallazgos de este estudio demostraron que en *Lepidobatrachus* no son cambios en la información genética sino alteraciones en la expresión génica que se ordena de una manera diferente a la mayoría de los anuros. Este orden diferente en *Lepidobatrachus* tiene consecuencias en una variación novedosa que se integra a otra variación de manera distintiva y resulta en una larva que es morfológica, fisiológica y ecológicamente distinta a las larvas de otros anuros (Roelants *et al.*, 2011; Quinzio y Fabrezi, en preparación).

En la mayoría de los anuros, el ciclo de vida incluye una fase larval y una adulta que se conectan por la metamorfosis. La metamorfosis es un corto período de tiempo en el que numerosos cambios ocurren para transformar un plan corporal en otro; esto implica pérdida de estructuras larvales y remodelación de otras, mientras que otras estructuras mantienen su continuidad entre el plan de la larva y el del adulto (Fig. 10). Se han descrito muchos de estos cambios asociados a la acción de hormonas, principalmente la T3, donde cada tejido responde de manera independiente, selectiva y con distintos grados de sensibilidad pero en general casi simultáneamente durante la metamorfosis (Yoshizato, 1992; Tamakoshi, *et al.*, 1998; Schreiber, *et al.*, 2001; Buchholtz y Hayes, 2005). Etkin (1936) definió las etapas de desarrollo larval sobre la base de las características de las glándulas tiroideas: premetamorfosis (proliferación de células foliculares y organización de los folículos); prometamorfosis (crecimiento glandular, acumulación de coloide intrafolicular) y clímax metamórfico (liberación de hormona, folículos sin coloide) donde el clímax coincide con los cambios y pérdidas estructurales más intensos. La caracterización de Etkin (1936) se ajusta a la mayoría de los anuros, incluidos aquellos que tienen desarrollo directo (Jennings y Hanken, 1998) y parecería de-

terminar condicionamientos temporales y espaciales a las transformaciones (piel, cartílagos viscerales, músculos asociados, tubo digestivo, etc.) y al origen de estructuras nuevas (lengua y su musculatura, osificaciones craneales, etc.). Buchholtz y Hayes (2005) plantearon que existen múltiples efectos de las hormonas en los organismos y que pueden ocurrir cambios evolutivos en la acción fisiológica de las mismas (como es el caso de las hormonas tiroideas) que ocasionan heterocronías durante el desarrollo (por ejemplo sobre la velocidad de desarrollo larval). Estos aspectos son sugestivos y parecerían indicar que cambios en la fisiología de las hormonas, en particular la T3, podrían estar involucrados en las particularidades de desarrollo de los escuerzos (Cruz y Fabrezi en preparación) en los que existe una marcada desviación en la velocidad e intensidad del crecimiento y desarrollo larval (Quinzio, *et al.*, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011). El hecho de que en los tres géneros estas desviaciones (velocidad e intensidad del crecimiento y desarrollo larval) se expresen de manera menos (*Chacophrys*) o más (*Lepidobatrachus*) pronunciada y que varias especies de los tres géneros vivan en simpatria (el gran Chaco) resaltan la importancia de estudiar de manera comparada e integrada las ontogenias y sus interacciones con el medio donde habitan.

A partir de todo lo que se ha descrito e interpretado, se pone de manifiesto que la cantidad de información que puede aportar el estudio de las ontogenias no ha mostrado su completo potencial ya que todavía es necesario plantear líneas de investigación que enfoquen su flexibilidad, en los distintos niveles de organización y sobre la base de que la variación en la expresión de los genes y el comportamiento de hormonas no siempre responden al patrón descrito a partir de los taxa modelo (Bloom *et al.*, 2012). Es difícil negar que las especies de *Lepidobatrachus* representan excelentes organismos para aprender y discutir conceptos de Biología Evolutiva, en particular de la Evo-Devo, bajo diferentes disciplinas de trabajo (morfológica, genética del desarrollo, ecología, fisiología) y es probable que no sean los únicos.

Los organismos evolucionan y en general, esto se evidencia en: una secuencia genética distinta en la que se asume que ha actuado la selección natural; en la diversificación de un linaje que se reconstruye en una filogenia; o en la adquisición o incremento de una capacidad que mejora la relación del organismo con su entorno. Estas manifestaciones de la evolución, que pueden ser analizadas por separado,

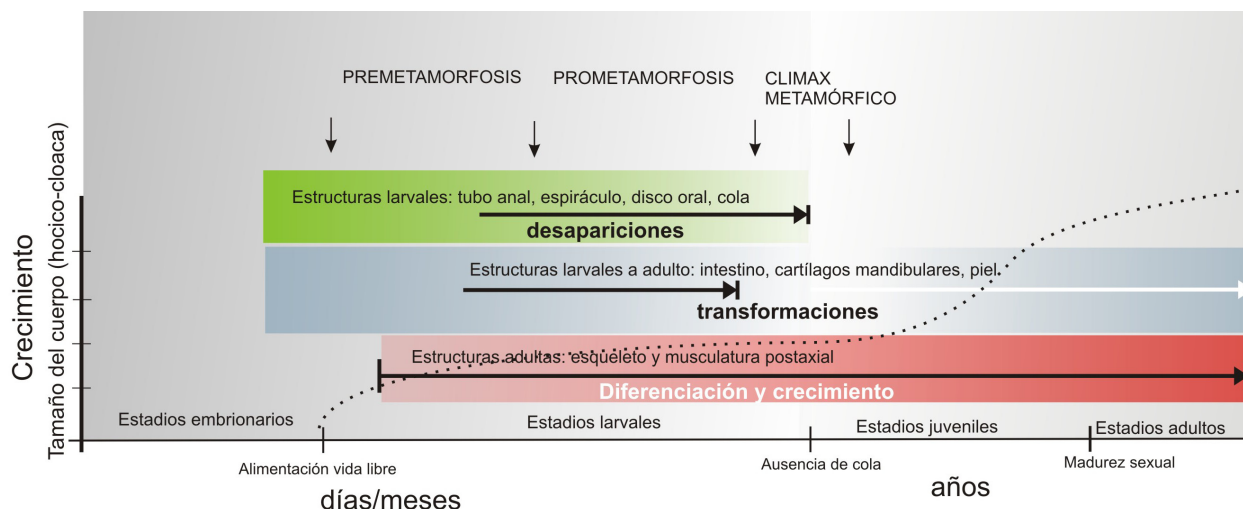


Figura 10. Patrón generalizado del crecimiento y desarrollo durante el ciclo de vida de los anuros que se inicia con la fertilización. Durante el desarrollo embrionario se produce la diferenciación de órganos y sistemas que definen una larva de vida libre. Esta larva crece mientras los órganos y sistemas propios del plan corporal de los estadios adultos se diferencian y desarrollan de manera independiente y sin interferir con órganos y sistemas de la larva; hecho que pone de manifiesto la organización modular del organismo. Una vez que la larva ha alcanzado un tamaño y grado de desarrollo dado, se inicia un proceso muy rápido en el que desaparecen estructuras y órganos larvales y simultáneamente, otros órganos y estructuras larvales sufren una profunda transformación. Al finalizar este proceso radical, el organismo adquiere un nuevo plan corporal diferente morfológica, fisiológica y ecológicamente al de sus estados larvales, que podrá continuar creciendo y en el que algunos procesos de desarrollo pueden continuar (desarrollo gonadal, desarrollo del sistema timpánico, etc.). Etkin (1936), sobre la base de la histología de las tiroides, caracterizó los períodos de premetamorfosis, prometamorfosis y clímax metamórfico que finalizaría con la diferenciación del tímpano en *Rana temporaria*. Este modelo, aunque estudiado en pocas especies parece adecuarse a numerosos estudios sobre la fisiología de la glándula tiroides en organismos modelo en los que todos los eventos relacionados con transformaciones y pérdidas de estructuras y órganos larvales se producen de manera secuencial y ordenada durante el clímax metamórfico. Sin embargo, sería posible predecir que en anuros donde el clímax metamórfico escapa a las generalidades, la fisiología de las glándulas tiroides no responda a este patrón.

no son únicas ni excluyentes. En los escuerzos, gran parte de la morfología derivada es el resultado de la modificación espacial y temporal de patrones de desarrollo que en *Lepidobatrachus* se expresan de manera muy acentuada ya que los rasgos estructurales típicos de los anuros adultos ocurren en estadios larvales iniciales. Además, la variación en los procesos de desarrollo provoca una distinción fenotípica que implica también el origen de novedades morfológicas. Todo esto demuestra que podemos hablar de evolución sin recurrir a la selección natural, la adaptación y la especiación.

Agradecimientos

Varios cursos dictados con Fernando Lobo y Virginia Abdala dispararon discusiones sobre el alcance de conceptos y definiciones que se analizaron en este trabajo. El borrador de este manuscrito fue enriquecido y mejorado por las sugerencias y observaciones de David Buckley y un revisor anónimo. Todas las investigaciones que venimos desarrollando tienen financiamiento de CONICET a través del PIP 239 y

del FONCyT a través de los PICT Bicentenario 616 y PICT 638.

Literatura citada

- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge University Press.
- Bloom, S.; Ledon-Rettig, C.; Infante, C.; Everly, A. & Hanken, J. 2013. Developmental origins of a novel gut morphology in frogs. *Evolution & Development* 15: 213-223.
- Brigandt, I. & Love, A. 2012. Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 1-11.
- Buchholz, D.R. & Hayes, T.B. 2005. Variation in thyroid hormone and tissue content underlies species differences in the timing of metamorphosis in desert frogs. *Evolution & Development* 7: 458-467.
- Campos, L.A.; Da Silva, H.R. & Sebben, A. 2010. Morphology and development of additional bony elements in the genus *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 752-767.
- Cei, J.M. 1981. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano, Monographia* 2: 1-609.
- Clarke, B.T. 1996. Small size in amphibians-its ecological and evolutionary implications: 201-224. En: Miller P.J. (ed.), *Miniature vertebrates: The implications of the small body size*. Symposia of the Zoological Society of London 69.

- Oxford Science Publications
- Cooper, L.N.; Berta A.; Dawson, S.D. & Reidenberg, J.S. 2007. Evolution of hyperphalangy and digit reduction in the cetacean manus. *Anatomical Record* 290: 654-672.
- De Beer, G.R. 1940. Embryos and ancestors. Oxford at the Clarendon Press.
- DeMar, R.E. 1966. The phylogenetic and functional implications of the armor of the Dissorophidae. *Fieldiana: Geology* 16: 55-88.
- Etkin, W. 1936. The phenomena of anuran metamorphosis. III. The development of the thyroid gland. *Journal of Morphology* 59: 68-89.
- Fabrezi, M. 2001: Variación morfológica de la dentición en anuros. *Cuadernos de Herpetología* 15: 17-28.
- Fabrezi, M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44: 153-166.
- Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. *Evolutionary Biology* 38: 390-411.
- Fabrezi, M. 2012. Heterocronía y variación morfológica en anuros. *Cuadernos de Herpetología* 26: 29-47.
- Fabrezi, M. & Emerson, S.B. 2003. Parallelism and convergence in anuran fangs. *Journal of Zoology* 260: 41-51.
- Fabrezi, M. & Lobo, F.J. 2009. Hyoid skeleton, related muscles, and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 292: 1700-1712.
- Fabrezi, M. & Quinzio, S.I. 2008. Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 752-780.
- Frost, D.R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R.H.; Haas, A.; Haddad, C.F.B.; de Sá, R.O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S.C.; Raxworthy, C.J.; Campbell, J.A.; Blotto, B.L.; Moler, P.; Drewes, R.C.; Nussbaum, R.A.; Lynch, J.D.; Green D.M. & Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- Gass, G.L. & Bolker, J.A. 2003. Modularity: 260-267. En: Hall, B.K & Olson, W.M. (eds.). *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gosner, K.L. 1960. Asimplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Grande, L. & Rieppel, O. 1994. Interpreting the hierarchy of nature. From Systematic patterns to evolutionary process theory. Academic Press.
- Grant, T.; Frost, D.R.; Cladwell, J.P.; Gagliardo, R.; Haddad, C.F.B.; Kok, P.J.R.; Means, D.B.; Noonan, B.P.; Schargel, W.E. & Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of American Museum of Natural History* 299: 1-262.
- Haas, A. 2001. Mandibular arch musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology* 247: 1-33.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- Hall, B.K. & Kerney, R. 2012. Levels of biological organization and the origin of novelty. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 248-437.
- Hallgrímsson, B.; Jamniczky, H.A.; Young, N.M.; Rolian, C.; Schmidt-Ott, U. & Marcucio, R.S. 2012. The generation of variation and developmental basis for evolutionary novelty. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 501-517.
- Hanken, J. 1992. Life history and morphological evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 549-557.
- Jennings, D.H. & Hanken, J. 1998. Mechanistic basis of life history evolution in anuran amphibians: thyroid gland development in the direct-developing frog, *Eleutherodactylus coqui*. *General and Comparative Endocrinology* 111: 225-232.
- Laurent, R.F. 1986. Sous classe lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique: 594-798. En: Grassé, P.-P. & Delsol, M. (eds), *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome XIV, Batraciens, Fasc. 1B. Masson, Paris.
- Limeses, C.E. 1964. La musculatura del muslo en los ceratofrínidos y formas afines. *Contribuciones Científicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, Serie Zoología*, 1: 191-245.
- Lynch, J. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *University of Kansas Museum Natural History, Miscellaneous Publication* 53: 1-238.
- Lynch, J. 1973. The transition from archaic to advanced frogs: 133-182. En: Vial, J.L. (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Columbia.
- Maderson, P.F.A. & Alibardi, L. 2000. The development of the sauropsid integument: A contribution to the problem of the origin and evolution of feathers. *American Zoologist* 40: 513-529.
- Maxson, L. & Ruibal, R.R. 1988. Relationships of frogs in the leptodactylid subfamily Ceratophryinae. *Journal of Herpetology* 22: 228-231.
- Müller, G.B. & Wagner, G.P. 1991. Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 229-256.
- Müller, G.B. & Wagner, G.P. 2003. Innovation: 218-227. En: Hall, B.K & Olson, W.M. (eds.). *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Quinzio, S.I. & Fabrezi, M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 295: 2089-2103.
- Quinzio, S.I.; Fabrezi, M. & Faivovich, J. 2006. Redescription of the tadpole of *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 1: 202-209.
- Quinzio, S.I. & Fabrezi, M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 295: 2089-2103.
- Reig, O.A. & Limeses, C.E. 1963. Un nuevo género de anuros

- ceratophrinidos del distrito chaqueño. *Physis* 24: 113-128.
- Rieppel, O. 1996. Miniaturization in tetrapods: consequences for skull morphology: 47-61. *En*: Miller P. J. (ed.), *Miniature vertebrates: The implications of the small body size. Symposia of the Zoological Society of London* 69. Oxford Science Publications
- Roelants, K.; Haas, A. & Bossuyt, F. 2011. Anuran radiations and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 108: 8731-8736.
- Ruibal, R. & Thomas, E. 1988. The obligate carnivorous larvae of the frog *Lepidobatrachus laevis* (Leptodactylidae). *Copeia* 1988: 591-604.
- Schreiber, A.M.; Das, B.; Huang, H.; Marsh-Armstrong, N. & Brown, D. D. 2001. Diverse developmental programs of *Xenopus laevis* metamorphosis are inhibited by a dominant negative thyroid hormone receptor. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 98: 10739-10744.
- Shubin, N.; Tabin, C. & Carroll, S. 2009. Deep homology and the origin of evolutionary biology. *Nature* 457: 818-823.
- Smirnov, S.V. 1994. Postmaturation skull development in *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae): late-appearing bones and their bearing on the pipid ancestral morphology. *Russian Journal of Herpetology* 1: 21-29.
- Smirnov, S.V. & Vasil'eva, A. B. 1995. Anuran dentition: development and evolution. *Russian Journal of Herpetology* 2: 120-128.
- Stiassny, M.L.J. 2003. Atavism. 10-14. *En*: Hall, B.K & Olson, W. M. (eds.). *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Tamakoshi, T.; Oofusa, K. & Yoshizato, K. 1998. Visualization of the initiation and sequential expansion of the metamorphic conversion of anuran larval skin into the precursor of adult type. *Development Growth and Differentiation* 40: 105-112.
- Toledo, R.C. & Jared, C. 1993. The calcified dermal layer in anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 104A: 443-448.
- Trueb, L. 1973. Bones, frogs, and evolution: 65-132. *En*: Vial, J.L. (ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Columbia.
- Trueb, L. & Alberch, P. 1985. Miniaturization and the anuran skull: A case study of heterochrony: 113-121. *En*: Duncker, H.-R. & Fleisher, G. (eds.), *Vertebrate Morphology*. Gustav Fischer Verlag, New York.
- Wagner, G.P. & Larsson, C.E. 2007. Fins and limbs in the study of evolutionary novelties: 49-61. *En*: Hall, B.K. (ed.) *Fins into limbs: Evolution, Development, and Transformations*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wiens, J.J. 2011. Re-evolution of lost mandibular teeth in frogs after more than 200 million years, and re-evaluating Dollo's law. *Evolution* 65: 1283-1296.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56: 2628-2641.
- Yoshizato, K. 1992. Death and transformation of larval cells during the metamorphosis of Anura. *Development Growth and Differentiation* 34: 607-612.